

Stades précoces du développement de la région cloacale et des appendices postérieurs chez l'embryon de *Python reticulatus* (Schneider, 1801)

par Albert RAYNAUD *

Résumé. — L'étude de stades précoces (embryons âgés de 6 à 62 heures d'incubation) du développement embryonnaire des appendices pelviens (« membres postérieurs ») de *Python reticulatus* a permis de mettre en évidence : la morphologie générale de l'ébauche de l'appendice postérieur à ces stades précoces ; l'existence de somites qui forment un prolongement ventral qui atteint la base de l'ébauche du membre postérieur ; la différenciation, sur le bord distal de l'ébauche du membre postérieur, d'une bande d'épithélium épiblastique élevé, présentant une structure différente de celle du reste de l'épiblaste de l'ébauche du membre. Par sa position, et le stade auquel elle se forme, cette bande d'épiblaste élevé correspond à la bande d'épiblaste qui se différencie le long du bord distal de l'ébauche du membre pour former l'ébauche de la crête apicale aussi bien chez les Reptiles possédant des membres atrophiés (Orvet) que chez ceux possédant des membres normaux. La question est posée de savoir si ces deux formations sont homologues.

Cette bande d'épiblaste élevé, présente chez les jeunes embryons de *Python* âgés de 6 à 60 heures d'incubation, disparaît aux stades plus avancés du développement. Chez un embryon âgé de 56 à 62 heures d'incubation, on a observé la dégénérescence massive, spontanée, de cette bande. Ce phénomène rappelle celui qui s'observe à un stade comparable, dans l'ébauche de la crête apicale chez l'embryon d'Orvet (*Anguis fragilis* L.).

Ces faits et les similitudes existant avec l'ébauche du membre de l'Orvet sont interprétés comme constituant un argument favorable à l'hypothèse présentée antérieurement, à savoir que le premier développement de l'ébauche des membres postérieurs du *Python* serait provoqué par une action somitique mais que cette action somitique, vraisemblablement insuffisante, ne pourrait provoquer qu'une différenciation incomplète de l'épiblaste en crête apicale, avec pour conséquence la dégénérescence ultérieure de cette ébauche de crête ; la disparition de l'ébauche de crête apicale déterminerait à son tour l'arrêt du développement et de la différenciation de l'ébauche du membre, ou ne permettrait qu'une différenciation incomplète de cet appendice.

Abstract. — The study of the early stages (embryos of 6 to 62 hours of incubation) of the embryonic development of the pelvic appendages (posterior limb) of *Python reticulatus* brought in light : the general morphology of the anlage of the posterior limb at these early stages ; the existence in the posterior part of the trunk, of somites sending a ventral process into the proximal part of the anlage of the posterior limb bud ; the existence on the distal edge of the posterior limb bud, of a band of raised epithelium, higher than the epiblast covering the lateral parts of the limb bud and displaying a different structure. By its localisation and the moment of its differentiation, this band of raised epiblast correspond to the band of epiblast which form the anlage of the apical crest in the limb buds of Reptiles with rudimentary limbs (such as *Anguis fragilis*) and in the limb buds of Reptiles with normal limbs. The question of the homology between these two formations is raised.

At more advanced stages of the development, this band of raised epiblast of the posterior limb bud disappears. In an embryo of *Python reticulatus* of 56 to 62 hours of incubation, a

* Laboratoire de l'Institut Pasteur, 30, rue des Moulins, 95110 Sannois.

massive degeneration of this band of raised epiblast was observed; this phenomena is similar to the one which appears at the same stage, in the anlage of the apical crest of the limb bud of *Anguis fragilis*.

These similitudes are interpreted as data favorable to the working hypothesis, anteriorly elaborated, according to which an influence emanating from the somitic processes (and probably weak), would induce the formation of the posterior limb buds in the *Python* embryo; the weakness of this influence would only permit an incomplete differentiation of an apical crest and consequently would be responsible of the regression of this crest; this involution would be, in its turn, at the origin of the incomplete differentiation of the posterior limb bud.

On sait qu'il existe chez les Boidae (Boas et Pythons) adultes des appendices pelviens situés de part et d'autre de l'ouverture cloacale, qui sont considérés comme des vestiges de membres postérieurs ayant acquis une fonction parasexuelle.

Quelques renseignements sur la structure de ces formations chez deux embryons âgés de *Trachyboa* ont été apportés par A. D'A. BELLAIRS (1950). Une étude récente du développement de ces appendices pelviens a été entreprise chez des embryons de *Python reticulatus* (A. RAYNAUD, 1971 *b*, 1972 *b*); elle a montré que chaque « membre postérieur » comportait un fémur rudimentaire inséré par sa base sur la ceinture pelvienne et un cartilage distal prolongeant le fémur. Les plus jeunes embryons de Python qui avaient pu être examinés au cours de cette étude étaient âgés de 7 jours d'incubation et les premières phases de la formation de ces appendices postérieurs n'avaient pu être observées.

La ponte récente d'un Python réticulé au Parc zoologique de Thoiry en Yvelines a permis de combler en partie cette lacune; grâce à l'obligeance de M. le Comte et des Vicomtes DE LA PANOUSE, quelques œufs ont pu être ouverts quelques heures après la ponte, d'autres au cours des jours suivants. Le Python femelle (adulte de 9,5 m de longueur, originaire de Thaïlande) avait pondu 93 œufs entre 0 h et 6 h du matin, le 25 janvier 1973; trois embryons ont pu être fixés à 11 h du matin ce jour là, et quelques autres quarante-huit heures plus tard; une mortalité élevée, parmi les œufs retirés à la mère, au cours des trois premiers jours de l'incubation, et à des stades plus avancés, ne nous a permis d'obtenir qu'un matériel limité. Les embryons ont été examinés à l'état vivant puis immergés dans un mélange fixateur (Zenker-acide acétique, mélange de Bouin); après observation externe à la loupe binoculaire, dessin et photographie, ils ont été étudiés histologiquement sur coupes sériées à 7,5 μ d'épaisseur. Voici les résultats essentiels de cette étude.

EMBRYONS ÂGÉS DE 5 À 11 H D'INCUBATION

Ces embryons (pl. I, 1 et 2) proviennent d'œufs ouverts à 11 h, le 25 janvier; ils étaient vivants, leur cœur battait lentement; en dessous de la région thoracique, le corps était replié et enroulé en cinq tours de spires (mesurant 6 mm de diamètre pour la plus grande et 3 mm pour la plus petite); l'embryon n'était pas pigmenté mais l'œil était pigmenté; la narine externe était formée (pl. I, 2); en dessous d'elle, on discernait la trace du sillon

ollaetif, fermé ; la tête mesurait 6 mm de la nuque à la région frontale ; il n'y avait plus trace de poches branchiales ; la mâchoire inférieure était encore courte ; l'œil mesurait $2,8 \times 2,5$ mm de diamètres.

La région cloacale a fait l'objet d'une étude détaillée : sa morphologie externe est visible sur les figures 3 et 4 de la planche I : on distingue d'abord un bourrelet disposé transversalement, qui représente l'ébauche de la lèvre craniale du cloaque (é.l.cr.cl.) ; puis, sur les côtés latéraux, un renflement saillant latéro-dorsalement, de teinte blanchâtre, qui constitue l'ébauche du membre postérieur ; par transparence à travers l'épiblaste, on constate que la partie la plus dense de ce renflement, située à la périphérie, a une forme arquée (ceci est bien visible sur la figure 3 de la planche I) ce qui donne l'impression que deux régions vont se différencier dans cette ébauche : une région craniale, qui serait la partie proximale de l'ébauche du membre, et une partie plus allongée, à grand axe dirigé caudalement, qui fait suite à la première et est en continuité avec elle. A ce stade, on ne distingue pas d'ébauche phallique, ni d'ébauche de lèvre caudale du cloaque : entre les ébauches des membres postérieurs, le champ cloacal est à peu près plat (pl. I, 3 et 4).

Dorsalement, à hauteur de l'ébauche du membre postérieur, on reconnaît 6 à 7 somites plus longs et un peu plus larges que ceux qui les précèdent et que ceux qui les suivent et dont l'extrémité ventrale arrive à proximité ou au contact de l'ébauche du membre.

L'examen histologique des ébauches des membres postérieurs à ce stade met en évidence les faits suivants :

a — Sur les coupes, l'ébauche du membre présente la structure visible sur les figures 5 et 6 de la planche II : elle est constituée par un amas de cellules mésoblastiques recouvert par l'épiblaste ; sur les sections perpendiculaires à l'axe vertébral de l'embryon, l'ébauche du membre présente une surface grossièrement triangulaire, avec un sommet arrondi ; sa hauteur est d'environ 300 μ et sa base de 350 à 400 μ ; le mésoblaste de l'ébauche présente un début de régionalisation : sur les côtés, dans les assises sous-épiblastiques, les cellules sont plus serrées que dans le reste du mésoblaste ; elles sont légèrement basophiles ; elles sont séparées de la zone centrale également plus condensée et dans laquelle chemine un vaisseau sanguin, par une région de mésenchyme plus lâche. Près de la base d'insertion de l'ébauche du membre, sur la paroi du corps, il existe une zone axiale dans laquelle de nombreuses cellules mésoblastiques dégèrent ; cette zone de dégénérescence dans laquelle de très nombreuses pycnoses sont visibles (pl. II, 7) s'étend tout le long de l'ébauche, depuis sa partie craniale jusqu'à son extrémité caudale ; cet amas de cellules mésoblastiques en dégénérescence occupe chez l'embryon de Python une position tout à fait comparable à celle du groupe de cellules mésoblastiques qui dégèrent dans la jeune ébauche du membre de l'embryon d'Orvet (voir A. RAYNAUD, 1972 *a*).

b — Dans l'épiblaste de la partie distale de l'ébauche du membre, s'est différenciée une bande longitudinale dans laquelle l'épithélium est plus élevé qu'ailleurs (pl. II, 5, 6 et 8) ; il atteint, là, 20 à 25 μ de hauteur, alors que sur les côtés de l'ébauche du membre, sa hauteur est seulement de 12 à 15 μ ; cette bande s'étend en direction cranio-caudale, sur le bord distal de l'ébauche du membre ; sur les sections transversales on constate (pl. II, 8) que dans cette bande, les cellules de la couche basale de l'épiblaste sont plus hautes qu'ailleurs et que leur grand axe est orienté perpendiculairement à la membrane basale de l'épi-

thélium ; sur les côtés de l'ébauche du membre, par contre, les cellules de l'épithélium sont disposées sans ordre, ou du moins plus irrégulièrement, et l'épiblaste est moins élevé (pl. II, 8) ; d'autre part, dans toute son étendue, l'épithélium de la bande est légèrement plus basophile que le reste de l'épiblaste de l'ébauche du membre. Une constatation importante réside en *l'absence de dégénérescence cellulaire dans cette bande d'épithélium élevé*, à ce stade : les coupes sériées montrent que les pycnoses y sont très rares. Cette bande d'épiblaste élevé, localisée le long du bord distal de l'ébauche du membre, rappelle par sa position et sa structure générale la « crête apicale » qui s'ébauche au sommet du moignon de membre de l'embryon d'Orvet et, plus généralement, un stade précoce de la différenciation de la crête apicale épiblastique de l'ébauche du membre des Reptiles.

c — Il existe un certain nombre de somites parmi ceux qui sont élargis à hauteur de l'ébauche du membre, qui ont formé, chacun, un prolongement ventral pénétrant dans la base de l'ébauche du membre (pl. II, 6) ; à ce stade, l'extrémité ventrale de ces prolongement somitiques présente de nombreuses cellules en dégénérescence.

EMBRYONS ÂGÉS DE 56 A 62 H D'INCUBATION

Ces embryons, au nombre de trois, ont été sacrifiés deux jours et huit heures après la fin de la ponte ; les œufs avaient été incubés au laboratoire dans une étuve à 32°C. Le stade de développement atteint est indiqué sur la figure 9 de la planche III ; l'embryon replié et enroulé (la moitié postérieure du corps décrit quatre tours de spires) mesure 20 mm dans sa plus grande dimension ; l'embryon n'est pas pigmenté mais l'œil est pigmenté ; la narine externe est formée, les poches branchiales ne sont plus visibles ; un de ces embryons pesait, à l'état vivant, 838 mg.

Sur les côtés latéraux de la région cloacale, l'ébauche du membre postérieur est aisément reconnaissable (pl. III, 10) sous forme d'une protubérance blanchâtre coudée à angle droit à sa base et dont l'extrémité distale cylindrique fait saillie en direction caudale. La longueur de la partie allongée parallèlement à l'axe cranio-caudal est de 0,8 mm ; celle de la base, de 0,3 mm. Du côté médian de l'ébauche du membre postérieur, existe chez un des embryons (pl. III, 10) une petite surélévation constituant l'ébauche phallique ; chez les autres, cette ébauche est à peine apparente : au centre du champ cloacal, une petite dépression indique l'emplacement de la membrane urodaeale qui n'est pas encore rompue. En avant, un fort bourrelet transversal représente l'ébauche de la lèvre craniale du cloaque ; les ébauches de la lèvre caudale ne sont pas encore individualisées. Du côté dorsal, à hauteur de l'ébauche du membre, sept somites sont plus larges et plus longs que ceux qui les précèdent et que ceux qui les suivent et leur extrémité ventrale arrive à proximité de l'ébauche du membre.

Par rapport au stade précédent, il ne s'est produit qu'un très léger développement de l'ébauche du membre postérieur : son extrémité distale s'est un peu allongée en direction caudale et une courte partie libre proémine maintenant, du côté caudal.

L'examen histologique met en évidence un certain nombre de changements dans la structure de l'ébauche, par rapport au stade précédent :

a — Chez tous les embryons, on ne trouve plus de prolongements somitiques pénétrant dans la partie basale de l'ébauche ; les extrémités ventrales de ces prolongements, en dégénérescence mais encore en place au stade précédent, ont totalement disparu.

b — Le mésoblaste présente des régionalisations plus nettes (pl. III, 11) qu'au stade antérieur : une condensation très nette est maintenant visible dans la partie basale de l'ébauche ; à sa périphérie, du côté latéral médian et du côté antérieur, le mésoblaste est formé de cellules moins serrées ; par contre il est plus dense, sur une grande épaisseur, dans la région latérale postérieure et dans la région tout à fait caudale de l'ébauche. De nombreuses cellules mésoblastiques sont en mitose, surtout dans la région postérieure, dirigée caudalement, de l'ébauche ; à ce stade on ne trouve plus, dans la partie basale axiale mésoblastique de l'ébauche, de dégénérescence cellulaire accentuée, comme il en existait au stade antérieur.

c — L'épiblaste présente des modifications importantes chez l'embryon le plus développé de ce groupe ; en effet, parmi les trois embryons étudiés, il n'y en a qu'un chez lequel le soulèvement de l'ébauche phallique, sur le côté médian de l'ébauche du membre postérieur, est net ; chez les deux autres, il est à peine indiqué ; tandis que chez ces derniers, la structure de l'épiblaste est restée voisine de celle décrite chez les embryons du stade antérieur, *chez l'embryon le plus développé, la bande d'épiblaste élevée est, dans l'ébauche droite, en pleine dégénérescence* : il existe d'innombrables pycnoses dans cette partie élevée de l'épithélium épiblastique (pl. III, 12), alors qu'ailleurs, l'épiblaste qui recouvre le restant de l'ébauche du membre a conservé un aspect histologique normal. Cette dégénérescence localisée est tout à fait semblable à celle observée dans l'épiblaste apical de l'ébauche du membre de l'Orvet [voir les photographies dans des publications antérieures (A. RAYNAUD, 1962, 1963, 1972 c)] ; dans l'ébauche gauche, on n'observe pas encore de dégénérescence de la bande épiblastique élevée mais la couche basale de cette bande forme de petites sinuosités qui rappellent celles qui s'observent dans la crête épiblastique de l'ébauche du membre de l'Orvet, à un stade juste antérieur à celui de la dégénérescence de cette crête apicale ; les différences qui existent entre le côté gauche et le côté droit doivent correspondre à une légère différence dans le degré de développement des ébauches droite et gauche du membre [on sait que chez l'Orvet, l'ébauche du membre droit est toujours légèrement (de quelques heures) en avance dans son développement, sur la gauche].

DISCUSSION

Cette étude de quelques stades précoces du développement de l'embryon de Python réticulé met en évidence les faits suivants :

a — Il existe, dans la région troncale postérieure de ces jeunes embryons, à hauteur de l'ébauche des appendices postérieurs, cinq à sept somites qui sont plus larges et plus allongés que ceux qui les précèdent et que ceux qui leur font suite ; l'étude histologique montre que ces somites forment des prolongements ventraux qui atteignent la base de l'ébauche de l'appendice postérieur ; aux stades étudiés (embryons âgés de 5 à 11 heures d'incubation) l'extrémité distale de ces prolongements montre déjà des signes de dégéné-

rescence ; il est probable que l'étude des stades plus jeunes montrera une relation plus intime entre le prolongement somitique et l'ébauche du membre ; les observations actuelles apportent une première donnée morphologique en faveur de l'hypothèse présentée antérieurement (A. RAYNAUD, 1971 *b* ; 1972 *c* : 479), à savoir qu'une certaine action somitique avait dû s'exercer dans la région postérieure du tronc pour déclencher le développement des membres postérieurs ; on sait, en effet, depuis les études d'AMANO (1960), FINNEGAN (1963) chez les Amphibiens, les recherches expérimentales de MURILLO-FERROL (1963-1965), de KIENY (1969-1971), M. PINOT (1969-1970) chez les Oiseaux, que le somite tient sous sa dépendance le développement de l'ébauche du membre ; les observations faites sur la structure des membres antérieurs chez l'embryon d'Orvet (A. RAYNAUD, 1962, 1971 *a*, 1972 *c* ; A. RAYNAUD et J. VASSE, 1968, 1969) plaident également dans ce sens.

b — Dès les premiers stades de sa formation, l'ébauche du membre postérieur du Python réticulé présente une forme arquée (embryons âgés de 5 à 11 h d'incubation) puis coudée dans sa partie craniale (proximale) (embryons âgés d'une soixantaine d'heures d'incubation) ; cette dernière morphologie correspond à celle qui avait été observée antérieurement (A. RAYNAUD, 1971 *b*, 1972 *b*), chez des embryons âgés de 7 jours d'incubation, provenant d'œufs pondus en 1971 par un autre Python réticulé (voir le dessin de la figure 1 et les photographies 1 et 2 de la planche I de la publication de 1972 *b*) ; cette morphologie avait été interprétée comme le résultat d'une déformation due à une pression exercée par la spire contiguë, du corps de l'embryon ; l'étude actuelle m'a montré que cette morphologie s'observait chez tous les embryons sacrifiés cette année (âgés de 0 à 2,5 jours d'incubation) et ceci, du côté droit, comme du côté gauche ; il ne peut donc s'agir d'une déformation, mais de la constitution réelle de l'ébauche du membre à ce stade de sa formation ; devant cette constitution on est tenté d'assimiler la partie craniale s'étendant jusqu'au coude, à la partie proximale d'une ébauche, bipartite, de membre ; la partie allongée lui faisant suite et formant une petite saillie, caudalement, représenterait le second segment de cette ébauche de membre. Mais l'étude des stades ultérieurs (A. RAYNAUD, 1972 *b*) ne montrant plus, à l'examen externe, de structure bipartite, on est conduit soit à abandonner cette assimilation soit à admettre que la partie proximale de l'ébauche s'intègre peu à peu à la paroi latérale du corps.

c — L'étude histologique des ébauches des membres postérieurs des embryons âgés de quelques heures d'incubation seulement montre qu'à ces stades précoces une bande d'épithélium épiblastique élevé est différenciée le long du bord latéral de l'ébauche du membre. Bien que cette bande ne forme pas une véritable crête et ne soit pas saillante, sa position, sa structure générale (avec des cellules prismatiques à grand axe orienté perpendiculairement à la membrane basale) conduisent à la rapprocher de l'ébauche de la crête épiblastique apicale qui se forme le long du bord distal de la jeune ébauche de membre des Reptiles possédant des membres bien développés. Cette bande d'épiblaste élevé du membre postérieur de l'embryon de Python rappelle, par sa structure générale, l'ébauche de la crête épiblastique apicale qui se différencie tout le long du bord distal de l'ébauche des membres de l'embryon d'Orvet (*Anguis fragilis*) ; ces observations conduisent à poser le problème de l'homologie entre la bande d'épiblaste élevé différenciée à ce stade sur l'ébauche du membre du Python et la crête apicale des Lacertiens. Si une réponse définitive ne peut encore être donnée, les constatations qui suivent sont cependant favorables à l'homolo-

gie ; j'ai montré que chez l'Orvet cette ébauche de crête demeurerait dans un état rudimentaire et que, peu de temps après sa formation, elle commençait à dégénérer et qu'ainsi elle ne formait jamais de crête nettement surélevée ni de « pli apical » semblable à celui que l'on observe chez les Lézards ou les embryons des autres Reptiles à membres normaux. Les études d'embryologie comparée du membre m'avaient conduit (voir A. RAYNAUD, 1972 *b* ; 1972 *c* : 479) à postuler l'existence d'une crête épiblastique d'existence temporaire, dans l'ébauche du membre, chez l'embryon de Python ; la présence de cette bande d'épiblaste élevé différenciée sur le bord distal de l'ébauche du membre appuie cette hypothèse. Ajoutons qu'il y a également concordance entre les stades auxquels cette crête se différencie, chez les embryons d'Orvet, de Lézard et de Python : cette différenciation de l'épiblaste apical apparaît chez toutes ces espèces à un stade du développement précédant la formation des ébauches phalliques ou contemporain de leur individualisation.

d — La bande d'épithélium épiblastique élevé différenciée sur l'ébauche du membre postérieur de l'embryon de Python existe chez tous les embryons âgés de 5 à 15 heures d'incubation ; elle se retrouve, modifiée, chez des embryons âgés de deux jours et demi d'incubation ; elle n'existe plus chez les embryons un peu plus âgés (A. RAYNAUD, 1972 *b*) ; l'étude actuelle montre qu'elle commence à dégénérer massivement chez un embryon âgé de 56 à 62 heures d'incubation. Cette observation met en évidence le parallélisme remarquable existant entre les faits observés chez l'embryon d'Orvet et chez l'embryon de Python : dans les deux cas, une bande épiblastique élevée commence à se différencier à un stade précoce, sur l'ébauche du membre ; mais peu de temps après, cette bande épithéliale dégénère ; et dès lors la croissance du membre cesse. En conformité avec l'hypothèse présentée précédemment (A. RAYNAUD, 1971 *b*, 1972 *b*, *c*), la présence de cette différenciation épiblastique, homologue probable d'une crête apicale, sur l'ébauche du membre du Python et sa régression ultérieure relativement précoce, permettent d'expliquer l'arrêt de croissance de l'ébauche du membre postérieur du Python. Mais, étant donné que le membre postérieur de l'embryon de Python réticulé, tout en restant rudimentaire, présente toutefois certaines différenciations (fémur, cartilage distal, etc.) alors que celui de l'embryon d'Orvet régresse complètement, on doit admettre, en se fondant sur les résultats des expériences de SAUNDERS (1948) réalisées chez l'embryon d'Oiseau, que la bande d'épiblaste élevé différenciée sur l'ébauche du membre du Python a exercé une action inductrice plus accentuée que ne le fait celle qui se différencie sur l'ébauche du membre de l'Orvet. L'examen histologique montre que la bande d'épithélium épiblastique élevé est mieux développée chez l'embryon de Python que chez l'embryon d'Orvet ; il faudra, d'autre part, déterminer la durée de l'existence de cette formation, comparativement chez les deux espèces ; et lorsque des recherches expérimentales pourront être entreprises chez l'embryon de Python, il faudra chercher à mettre en évidence la fonction de cette bande d'épiblaste élevé et son rôle dans le développement de l'ébauche du membre. Rappelons, en ce qui concerne l'action somitique présumée, que les premières expériences effectuées chez des embryons de Lacertiliens (A. RAYNAUD, 1972 *d*) sont favorables aux conceptions présentées antérieurement et développées dans une publication récente (A. RAYNAUD, 1972 *c*).

L'auteur remercie M. le Comte DE LA PANOUSE et sa famille qui ont mis à sa disposition les œufs de Python ; et également les spécialistes du Parc zoologique de Thoiry qui lui ont apporté leur aide pour le prélèvement des œufs après la ponte, en particulier MM. P. GONNAUD et Cl. PELLIER.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Le lecteur trouvera une liste plus complète de références des travaux relatifs à l'embryologie du membre des Reptiles serpentiformes dans les articles antérieurs de l'auteur, en particulier dans deux publications récentes (A. RAYNAUD, 1972 *b* et 1972 *c*).

- AMANO, H., 1960. — Role of the somitic tissue in the limb development of Urodelan Amphibian. *Arch. Biol.*, Liège, **71** : 343-366.
- BELLAIRS, A. D'A., 1950. — The limbs of Snakes, with special reference to the hind limb of *Traehyboa boulengeri*. *Br. J. Herpet.*, **1** : 73-82.
- FINNEGAN, C. V., 1963. — Observations of dependant histogenesis in Salamander limb development. *J. Embryol. exp. Morph.*, **11** : 325-338.
- KIENY, M., 1969. — Sur les relations entre le mésoderme somitique et le mésoderme somatopleural avant et au cours de l'induction primaire des membres de l'embryon de Poulet. *C. r. hebd. Séanc. Acad. sci., Paris*, **268** : 3183-3186.
- 1971. — Les phases d'activité morphogènes du mésoderme somatopleural pendant le développement précoce du membre chez l'embryon de Poulet. *Ann. Embryol. Morph.*, **4** : 281-298.
- MURILLO-FERROL N. L., 1963. — Analisis experimental de la participacion del mesoblasto paraxial sobre la morfogenesis de los miembros en el embrión de las Aves. *An. Desarrollo*, **11** : 63-76.
- 1965. — Étude causale de la différenciation la plus précoce de l'ébauche morphologique des membres. Analyse expérimentale chez les embryons d'Oiseaux. *Acta anat.*, **62** : 80-103.
- PINOT, M., 1969. — Mise en évidence d'un rôle du mésenchyme axial sur la morphogenèse précoce des membres de l'embryon de Poulet. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **269** : 201-204.
- 1970. — Le rôle du mésoderme somitique dans la morphogenèse précoce des membres de l'embryon de Poulet. *J. Embryol. exp. Morph.*, **23** : 109-151.
- RAYNAUD, A., 1962. — Étude histologique de la structure des ébauches des membres de l'embryon d'Orvet (*Anguis fragilis* L.) au cours de leur développement et de leur régression. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **254** : 4505-4507.
- 1963. — La formation et la régression des ébauches des membres de l'embryon d'Orvet (*Anguis fragilis* L.). Observations effectuées sur les ébauches des membres postérieurs. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **88** : 299-324.
- 1971 *a*. — Nouvelles observations sur l'intervention des prolongements des somites dans la morphogenèse précoce des membres, chez l'embryon d'Orvet (*Anguis fragilis* L.). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **272** : 311-314.
- 1971 *b*. — Le développement des membres postérieurs et de la ceinture pelvienne du Python réticulé (*Python reticulatus*). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **273** : 380-383.
- 1972 *a*. — Sur la dégénérescence cellulaire dans le constituant somitique de la partie mésoblastique de l'ébauche du membre de l'embryon d'Orvet (*Anguis fragilis* L.). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **274** : 1835-1838.
- 1972 *b*. — Étude embryologique de la formation des appendices postérieurs et de la ceinture pelvienne chez le Python réticulé (*Python reticulatus*). *Mém. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, série A, Zool., **76** : 1-31.
- 1972 *c*. — Morphogenèse des membres rudimentaires chez les Reptiles : un problème d'embryologie et d'évolution. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **97** : 469-485.
- 1972 *d*. — Culture *in vitro* de tronçons de corps de jeunes embryons de Reptiles ; expériences d'ablation et de greffes de somites. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **275** : 1171-1174.

-
- RAYNAUD, A., et J. VASSE, 1968. — Les relations entre les somites et les ébauches des membres antérieurs chez l'embryon d'Orvet (*Anguis fragilis* L.). *Archs Anat. microsc. Morph. exp.*, **57** : 227-254.
- 1969. — Les relations entre les somites et la crête de Wolff, chez les embryons de Reptiles. *Arch. Biol.*, Liège, **80** : 95-120.
- SAUNDERS J. W., 1948. — The proximo-distal sequence of origin of the parts of the chick wing and the role of the ectoderm. *J. exp. Zool.*, **108** : 363-404.

Manuscrit déposé le 27 mars 1973.

PLANCHE I

- FIG. 1. — Photographie, après fixation dans le mélange de Bouin, d'un embryon de Python réticulé âgé de 10 à 16 h d'incubation. (Gr. 4,5.)
- FIG. 2. — Photographie, après fixation dans le mélange de Zenker-formol-acide acétique, de la tête d'un embryon de Python réticulé âgé de 5 à 11 h d'incubation. Noter la forme générale de la tête, avec une large partie frontale à ce stade ; la narine externe est formée, mais en dessous d'elle existe encore un reste du sillon olfactif ; la mâchoire inférieure est encore courte. (Gr. 4,5.)
- FIG. 3. — Vue ventrale du côté droit de la région cloacale d'un embryon de Python réticulé âgé de 5 à 11 h d'incubation : on aperçoit le renflement qui représente l'ébauche de la lèvre craniale du cloaque (é.l.cr.cl.) et, sur le côté latéral, l'ébauche du membre postérieur droit (é.m.post.). L'urodaeum n'est pas encore ouvert à l'extérieur (q., queue sectionnée). (Gr. 12,6.)
- FIG. 4. — Vue latérale droite de la région cloacale d'un embryon de Python réticulé âgé de 6 à 12 h d'incubation : l'ébauche du membre postérieur droit (é.m.post.) fait saillie sur le côté de la région cloacale, l'ébauche de la lèvre craniale du cloaque (é.l.cr.cl.) forme un bourrelet transversal. Les ébauches des hémipénis ne sont pas encore individualisées. (Gr. 16,7.)

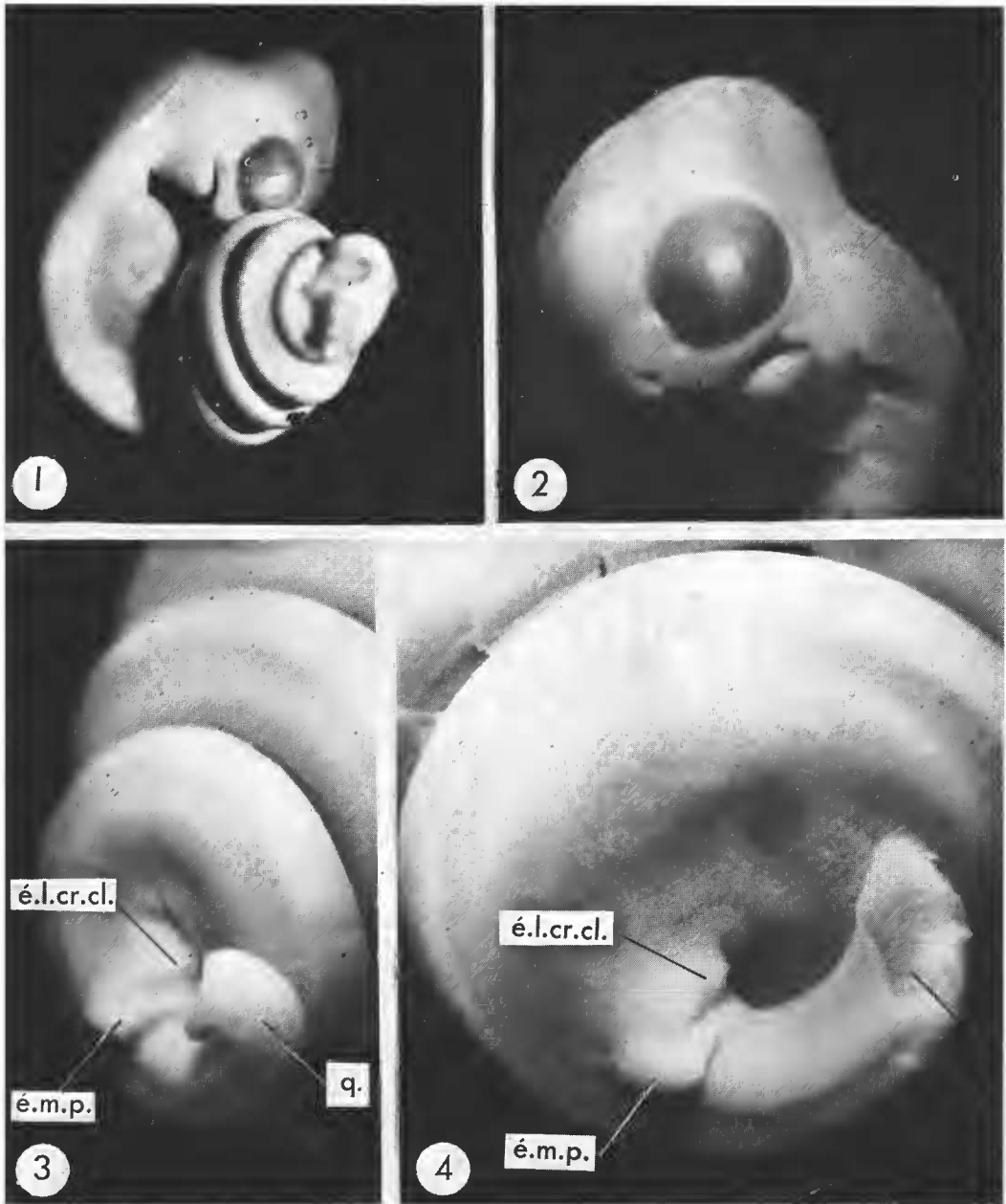


PLANCHE I

PLANCHE II

- FIG. 5 et 6. — Coupes histologiques perpendiculaires à l'axe cranio-caudal, et à différents niveaux, de l'ébauche du membre postérieur droit d'un embryon de Python réticulé âgé de 6 à 12 h d'incubation. Noter l'épaississement de l'épiblaste sur le bord distal de l'ébauche et la pénétration d'un prolongement somitique (pr.som.) dans la base de l'ébauche du membre (fig. 6). (Gr. 13.)
- FIG. 7. — Coupe histologique intéressant la région basale et axiale du mésoblaste de l'ébauche du membre postérieur d'un embryon de Python réticulé âgé de 6 à 12 h d'incubation. Noter le nombre élevé de cellules en dégénérescence dans cette région du mésoblaste. (Gr. 318.)
- FIG. 8. — Vue à un plus fort grossissement (Gr. 293) de la partie distale de l'ébauche du membre postérieur d'un embryon de Python réticulé âgé de 6 à 12 h d'incubation : une bande d'épithélium épiblastique élevé (b.ép.él.), à cellules prismatiques à grand axe perpendiculaire à la membrane basale, s'est différenciée sur le bord distal de l'ébauche du membre ; de part et d'autre de cette bande (à hauteur du signe *, par exemple) l'épiblaste est très différent, il est formé d'une superposition sans ordre, de ou deux trois couches de petites cellules dont les noyaux ne montrent aucune orientation privilégiée. Il est probable que la bande d'épiblaste élevé qui est différenciée à ce stade est homologue d'une ébauche de crête épiblastique apicale.

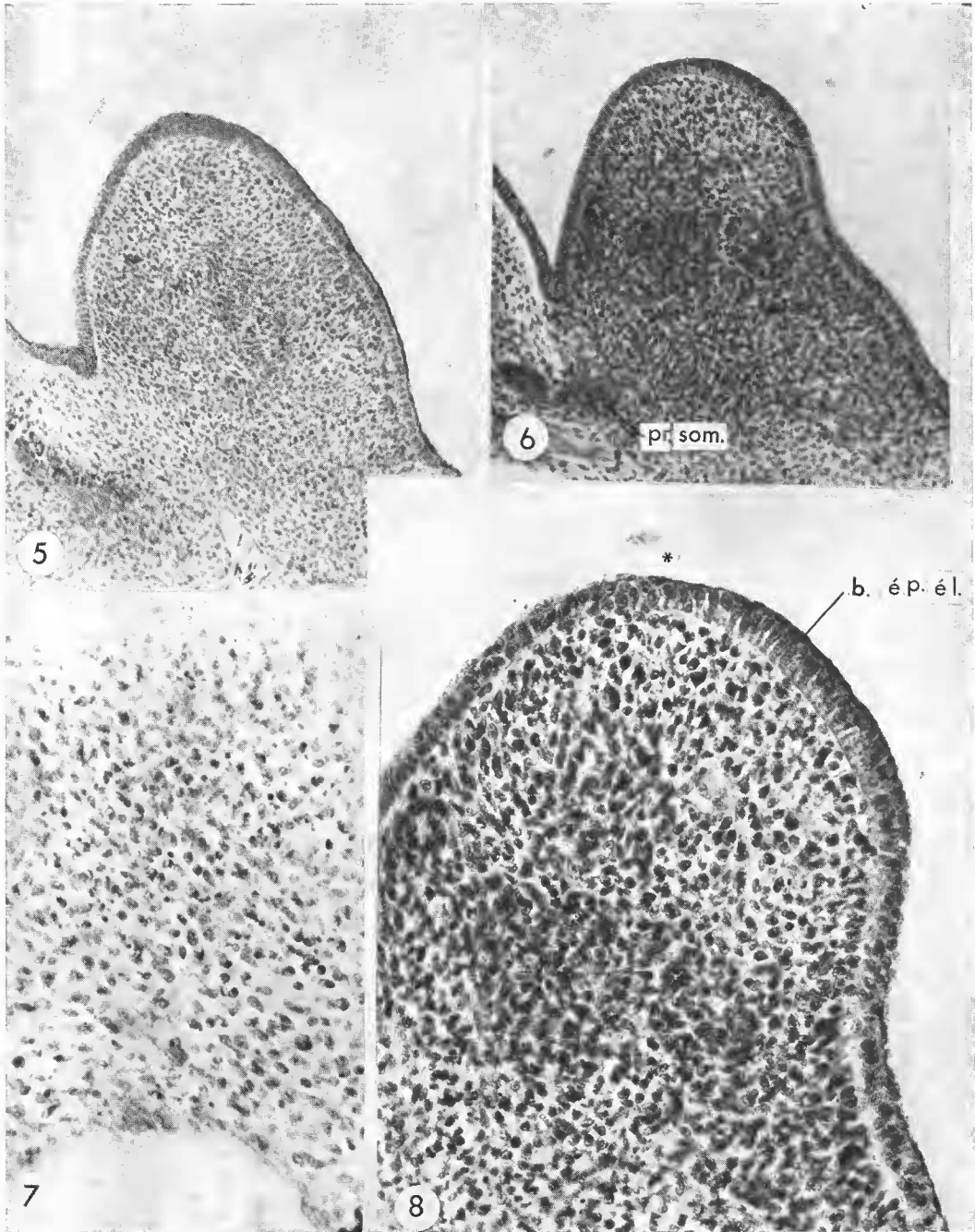


PLANCHE II

PLANCHE III

- FIG. 9. — Photographie d'un embryon de Python réticulé fixé dans le mélange de Bouin, âgé de 58 à 64 h d'incubation. (Gr. 3.)
- FIG. 10. — Région eloaicale, en vue latérale droite, d'un embryon de Python réticulé de 56 à 62 h d'incubation (E10 Pyth.rét.II) : l'ébauche du membre postérieur (é.m.post.) présente une coudure dans sa partie craniale et une partie postérieure allongée en direction caudale, avec une extrémité libre du côté caudal. Sur le côté médian de l'ébauche du membre, noter la présence de l'ébauche de l'hémipénis droit (é.ph.). La lèvre craniale du eloaque (é.l.er.el.) est saillante ; l'ébauche de la lèvre caudale n'est pas encore apparente. (Gr. 12,2.)
- FIG. 11. — Photographie à un faible grossissement (Gr. 343) d'une coupe histologique à travers l'ébauche du membre postérieur gauche d'un embryon de Python réticulé âgé de 56 à 62 h d'incubation. Noter la régionalisation du mésoblaste et l'épaississement vers l'intérieur de l'épiblaste sur le bord latéro-distal de l'ébauche.
- FIG. 12. — Coupe histologique intéressant la bande d'épiblaste élevé située sur le bord de l'ébauche du membre postérieur droit d'un embryon de Python réticulé âgé de 56 à 62 h d'incubation. Dans cette bande, qui est localisée entre les deux signes *, les cellules épiblastiques sont en dégénérescence, de très nombreuses pycnoses sont visibles. Cette dégénérescence spontanée est à rapprocher de celle qui se produit, à un stade comparable du développement, dans l'ébauche de crête apicale des membres postérieurs de l'embryon d'Orvet (*Anguis fragilis*). (Gr. 490.)

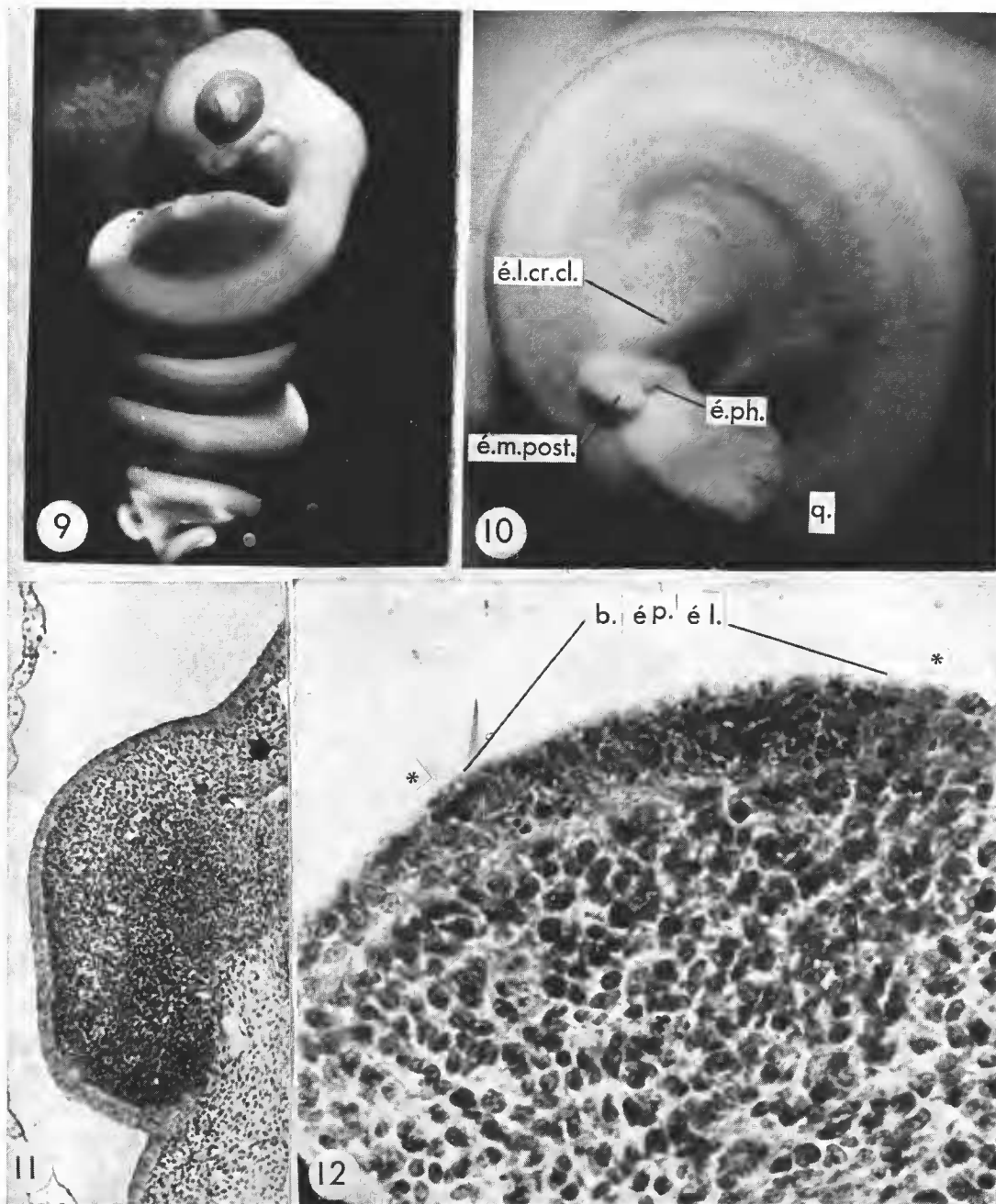


PLANCHE III